

Dugesiana, Año 24, No. 2, julio 2017- diciembre 2017 (segundo semestre de 2017), es una publicación Semestral, editada por la Universidad de Guadalajara, a través del Centro de Estudios en Zoología, por el Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias. Camino Ramón Padilla Sánchez # 2100, Nextipac, Zapopan, Jalisco, Tel. 37771150 ext. 33218, http://www.revistascientificas.udg.mx/index.php/DUG/index, glenusmx@gmail.com. Editor responsable: José Luis Navarrete Heredia. Reserva de Derechos al Uso Exclusivo 04-2009-062310115100-203, ISSN: 2007-9133, otorgados por el Instituto Nacional del Derecho de Autor. Responsable de la última actualización de este número: José Luis Navarrete Heredia, Editor y Ana Laura González-Hernández, Asistente Editorial. Fecha de la última modificación 1 de julio de 2017, con un tiraje de un ejemplar.

Dugesiana 24(2): 77-89
Fecha de publicación: 1 de julio 2017

ISSN 1405-4094 (edición impresa)
ISSN 2007-9133 (edición online)

La zona de transición mexicana y la megadiversidad de México: del marco histórico a la riqueza actual

The Mexican transition zone and the megadiversity of Mexico: from the historical framework to the present richness

Gonzalo Halffter

Instituto de Ecología, A. C., Carretera antigua a Coatepec N° 351, El Haya, Xalapa, 91070, Veracruz,
e-mail: gonzalo.halffter@inecol.mx

ABSTRACT

This essay is made up of two parts, each written with its own intention. The first is about how the megadiversity of several groups of animal species found in Mexico relates to its geographic position within the Mexican Transition Zone, leading to exceptional fauna species richness.

Analytic reviews of the Mexican Transition Zone theory have been published quite recently (Morrone, 2015; Halffter and Morrone, 2017), along with examples of its fauna composition. (Related bibliographic cites are abundant, numbering around 600.) However, I have no knowledge of a study devoted exclusively to testing Halffter's theory. The cladistic and phylogeographic research that is predominant in present evolutionary biogeography can be aptly applied to such an evaluation.

The second part of the essay takes material from several different *Canthon* (Coleoptera: Scarabaeinae) genera lineages which, during several parts of the Cenozoic Era, entered Mexico from South America. We have, in fact, identified a very ancient species that survived due to a paleoendemism in the southern tip of Baja California. On the high plateau, it is a highly diversified lineage that entered the Transition Zone in the Miocene, if not earlier. Several independent lineages also have ample distribution along tropical regions. Furthermore, there have been several unusual invasions of quite varied lineages from the central region of South America into the evergreen forests of southeastern Mexico. Based on all this material, we have proposed exercises intended to corroborate or question several of the hypotheses included in the Mexican Transition Zone theory.

Key words: Mexican Transition Zone, Mexican biogeography, patterns of geographic distribution in Mexico.

RESUMEN

Este ensayo consta de dos partes, cada una de ellas con un propósito distinto. En la primera, asocio la excepcional riqueza en especies (megadiversidad) que se encuentra en México en varios grupos de animales, con el hecho de que todo México esté dentro de la Zona de Transición Mexicana (ZTM) y el doble aporte faunístico que esto representa. Muy recientemente se han publicado revisiones analíticas de la teoría de la ZTM, así como ejemplos de su composición faunística (existe un impresionante acumulo de alrededor de 600 citas bibliográficas). Sin embargo, no tengo noticia de ningún trabajo que específicamente ponga a pruebas las propuestas de la teoría de Halffter. Los estudios de biogeografía cladística y la filogenética-filogeografía, que actualmente dominan la biogeografía evolutiva, se prestan al cuestionamiento de propuestas como la teoría antes mencionada. La segunda parte de éste ensayo está elaborada en este sentido. Usando como material los distintos linajes del género *Canthon* (Coleoptera: Scarabaeinae) que en diferentes momentos del Cenozoico han invadido México procedentes desde Sudamérica. Distinguimos una especie muy antigua que sobrevive como paleoendemismo en el extremo sur de la Baja California. Un linaje altamente diversificado en el Altiplano Mexicano, cuya penetración a la ZTM pueden situarse en Mioceno o anterior. Varios linajes independientes con amplia distribución en las tierras tropicales. Y por último, varias penetraciones puntuales de linajes muy diferentes, de origen centro sudamericano, que están invadiendo las selvas siempre verdes del sureste de México. En base a todo esté material, planteamos ejercicios para la ratificación o cambio de varias de la hipótesis de la teoría de la ZTM.

Palabras Clave Zona de Transición Mexicana**,** biogeografía de México, patrones de distribución geográfica en México.

El tres de diciembre del 2016, recibí el reconocimiento "Naturaleza, Territorio y Sociedad 2016 - José Antonio Alzate" de parte del Rector General de la Universidad de Guadalajara, con el que me había distinguido el Centro Universitario de la Costa Sur de la propia Universidad. Para la ocasión se me pidió que hablara de las reservas de la biosfera o de cualquier otro tema directamente relacionado con la conservación de la biodiversidad en México, un campo de trabajo al que me he venido dedicando los últimos 40 años, incluyendo la colaboración con la propia Universidad de Guadalajara, concretamente con el Instituto Manantlán. No lo hice así, preferí abordar un tema que a

primera vista parece obvio, pero que en realidad apenas comienza a esbozarse: hablé de las relaciones entre la biogeografía histórica (causa y origen de la distribución de los seres vivos) y la megadiversidad de México, uno de los países más ricos en especies a nivel mundial. Ambos fenómenos: la evolución en el espacio a la que se refiere la biogeografía histórica y la riqueza actual, se presentan en un mismo espacio geográfico: el territorio mexicano. Aunque la batalla por las áreas protegidas sea hoy tan urgente y quizás más crítica que hace diez o veinte años, hoy en día nadie discute la conveniencia de tener un Sistema de Reservas de la Biosfera que coadyugue a mantener esta diversidad. Por el contrario, no he encontrado publicada una síntesis formal sobre la relación causa-efecto entre ZTM y la actual riqueza excepcional de varios grupos de organismos.

La megadiversidad de México

El termino megadiversidad, acuñado por Mittermeier *et al*. (1997) resalta la existencia en algunas regiones de la Tierra de un gran número de especies de distintos grupos. Es un término y un concepto que han tenido éxito. Para muchos grupos de organismos, México es un país megadiverso. En el mundo, México ocupa el lugar catorceavo por su extensión territorial, pero el cuarto por su riqueza de especies. En la magna obra "Capital Natural de México" se reúnen 81,540 taxones, de los cuales 75,043 son especies y 6,447 unidades infraespecíficas. México tiene la quinta flora más diversa en el mundo; su riqueza en especies de reptiles sólo es superada por Australia; ocupa el tercer lugar mundial en especies de mamíferos, etc. (Llorente-Bousquets and Ocegueda 2008, Espinosa *et al*. 2008). Bajo muy diversos enfoques: número de especies, número de endemismos, etc., México está entre los muy primeros lugares del mundo en cuanto a biodiversidad. Una búsqueda en diversas fuentes de información, empezando por el tomo uno del "Capital Natural de México" (Sarukhán *et al*. 2008), nos ha permitido encontrar una explicación general del porqué de esta riqueza. La respuesta más recurrente señala que son las características de la propia zona de transición las que determinan el número elevado de especies y de linajes filéticos, resultado de la acumulación de biota desde el Cretácico hasta nuestros días. Ningún otro fenómeno evolutivo o biogeográfico ha influido tanto en determinar qué plantas y qué animales (cuáles y en qué número) se encuentran en un área, como las características de la mencionada **Zona de Transición Mexicana** (de aquí en adelante mencionada como **ZTM**).

La actual biogeografía histórica y la ZTM

Los biogeógrafos clásicos y por mucho tiempo sus continuadores, no percibieron la importancia de la ZTM porque trabajaban con aves y con mamíferos, grupos de animales relativamente modernos que muestran un contacto neto, lineal, entre las regiones Neártica y Neotropical. El solapamiento de las distribuciones, sin el cual no existiría la ZTM, es por el contrario notable en los grupos de organismos antiguos, como son los insectos.

Comencé en la década de los sesentas mis trabajos sobre la biogeografía de la ZTM con un modesto artículo en el que señalaba los contrastes entre el origen filético de los mamíferos y el de algunos insectos del Altiplano Mexicano (Halffter 1962). Continué publicando, hasta llegar a una primera síntesis en la década de los ochentas (Halffter 1987). Sin interrupción, he seguido trabajando sobre el tema como lo han hecho otros muchos autores. La ZTM tiene en estos momentos una rica bibliografía con más de 1,000 referencias.

A lo largo de los últimos veinte años, utilizando métodos muy distintos, diversos autores han estudiado la distribución de distintos grupos de animales, aplicando tanto el análisis de trazos como el cladístico, el de endemicidad, el filogenético-filogeográfico, la regionalización, etc. Hoy en día, las recopilaciones más completas sobre la ZTM son las de Morrone (2015) y Halffter y Morrone (2017).

Integración y consolidación de la teoría de la ZTM en la biogeografía histórica actual

Convencido de la importancia de profundizar el conocimiento de los procesos que han determinado la zona de transición y de las posibilidades que ofrecen las nuevas metodologías (en especial los análisis cladísticos y filogenéticos-filogeográficos), con este ensayo inicio el empleo más metódico en el estudio de la ZTM de lo que Brooks (2004) y Riddle y Hafner (2004) consideran las dos directrices de la biogeografía actual: la cladística y la filogenética-filogeografía.

La biogeografía histórica es el estudio de la distribución espacial de los seres vivos a través del tiempo. Hemos señalado los dos enfoques principales que tiene en la actualidad. El primero, el cladista, busca establecer las relaciones entre áreas; el segundo, el filogenético-filogeográfico, pone al descubierto la continuidad y cambios en la composición genética a través del análisis molecular de una fracción del ADN nuclear o mitocondrial.

En el sentido que se le da en biogeografía, una zona de transición es un área geográfica de solapamiento entre dos regiones biogeográficas, en la que la sobreposición domina a la substitución y el reemplazo. Las zonas de transición se caracterizan por un origen e historias complejas en los que la co-ocurrencia de biotas de orígenes distintos es el rasgo dominante. Las distintas afinidades filogenéticas y los tiempos en los que los procesos de ensamblaje han ocurrido determinan la composición final en organismos (sobre zonas de transición véase Palestrini y Zunino 1986, Zunino y Zullini 2003, Ferro y Morrone 2014 y Halffter y Morrone 2017).

Aunque en el mundo hay varias zonas de transición (Ferro y Morrone 2014, Morrone 2015a), la ZTM es totalmente excepcional. Ninguna otra tiene la profundidad y complejidad de la ZTM. La favorable situación climática y la disposición de las grandes cordilleras mexicanas (véase

Fig. 1) han favorecido tanto la penetración hacia el sur de elementos adaptados a climas templado y fríos siguiendo las partes altas de las montañas, como la penetración hacia el norte de elementos adaptados a condiciones tropicales, siguiendo las planicies costeras. Los mapas que incluimos en este trabajo muestran bien como los distintos patrones de distribución de la ZTM dependen de la disposición de los sistemas montañosos.

El solapamiento dentro de un amplio rango latitudinal de dos faunas totalmente distintas, es el primer motivo para la megadiversidad de México. Dentro de la ZTM, la fauna de montaña no es una fauna tropical empobrecida. Se trata de elementos de un origen totalmente diferente que se han expandido desde Norteamérica siguiendo las cordilleras. El doble origen de la fauna, duplicado una vez más por la existencia de al menos un pulso migratorio antiguo y un segundo, moderno, determina que existan muchas más especies de lo que era predecible usando únicamente criterios ecológicos. Esta es la razón principal para afirmar que la megadiversidad que presentan en México muchos grupos de organismos, se debe a la existencia de la zona de transición.

La penetración en el actual territorio de la ZTM no ha sido equivalente en tiempo ni facilidad para los elementos septentrionales y para los neotropicales. No solo el sentido de las migraciones es distinto, las condiciones en que se han efectuado, especialmente las dificultades, también son diferentes. Por lo menos desde el Cretácico, la masa continental mexicana hasta el Istmo de Tehuantepec es una península continua de Norte América (Lomolino *et al*. 2010). Han habido obstáculos importantes que redujeron la migración, como la gran transgresión marina que entra por la actual cuenca del Mississippi, pero estas interrupciones no suspenden el conjunto de movimientos de norte a sur. Este fenómeno ha sido resaltado comparando elementos afines, orientales y americanos, hoy distribuidos en franjas bioclimáticas equivalentes, para introducir el concepto de "vicarianza dinámica" (Zunino 2003, Zunino and Zullini 2003).

Facilitando la dispersión de los elementos que hayan penetrado a América por Bering, desde el Cretácico ha existido una continuidad de tierras emergidas a lo largo de la Costa del Pacífico, desde Alaska a México (corredor Norteamérica occidental - Noreste Asiático; Scotese 2004). Las primeras invasiones de América septentrional al actual territorio de la ZTM, no están forzosamente asociadas a las montañas. Entre estos elementos muy antiguos hay una mayor tolerancia ecológica que llega a comprender líneas

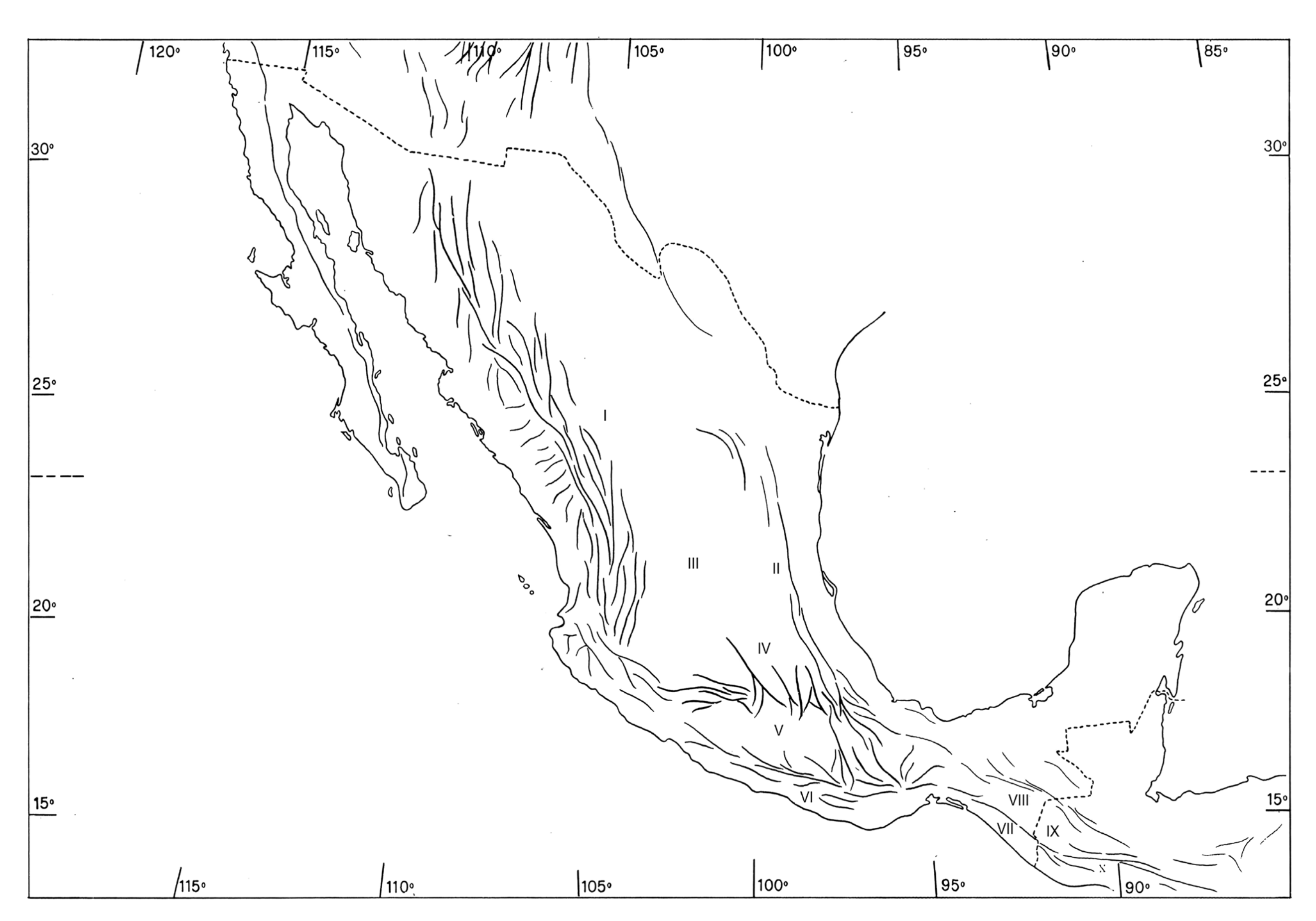


Figura 1. Principales sistemas montañosos de México (Halffter y Morrone 2017): I Sierra Madre Occidental; II. Sierra Madre Oriental; III. Altiplano Mexicano; IV. Sistema Volcánico Transversal; V. Depresión del Balsas; VI. Sierra Madre del Sur; VII. Sierra Madre de Chiapas; VIII. Macizo Central de Chiapas; IX. Núcleo Centroamericano.

adaptas a condiciones templadas o incluso tropicales. Así, estos elementos de origen septentrional muy antiguo se encuentran en el Altiplano Mexicano, incluso algunos se expanden a las tierras bajas tropicales. Tanto en el Altiplano como en los trópicos se unen, como una contribución minoritaria pero primera en tiempo, a los elementos neotropicales que van a llegar más tarde y van a dominar.

Durante el Mioceno, se inicia una revolución geológica que va a terminar dando a México su actual configuración. Se trata de los levantamientos del Sistema Volcánico Transversal y del Altiplano Mexicano. Estos fenómenos paleogeográficos tienen la mayor importancia para la distribución de los seres vivos. A partir de esa época los elementos procedentes del norte estarán cada vez más restringidos a las condiciones de montaña o del Altiplano, sin extenderse a los trópicos. Al mismo tiempo, cada vez será más difícil para los elementos neotropicales remontar las cordilleras y el propio Altiplano. Con esto se irá acentuando la separación entre una fauna templada y fría de origen septentrional y una fauna tropical de origen sudamericano. En relación con las migraciones que vienen de Sudamérica, las diferencias entre antiguo o moderno son mucho más marcadas que en el caso de las que vienen de Norteamérica, que como hemos dicho son continuas.

¿Qué hace interesante asociar la biodiversidad con la configuración y la historia de la ZTM? El asociar números (especies, longitud, ramas, nodos de un cladograma) con eventos de la historia geológica, es una forma de hacer planteamientos para la biogeografía histórica. El desarrollo de las técnicas moleculares que permiten estudiar el ADN nuclear y mitocondrial, hace posible someter a intentos de refutación las propuestas anteriores. Tenemos la posibilidad de ratificar o desechar la monofilia de los linajes propuestos, así como los tiempos en que han ocurridos los distintos eventos vicariantes de su distribución. Lo que a su vez convierte a la filogenética y la filogeografía en predictores de la riqueza biológica en número de especies e información evolutiva que podemos encontrar en un área. El análisis filogenético y filogeográfico de DNA nuclear y mitocondrial ha mostrado ser un sistema útil de verificación del proceso taxonómico, reconociendo, delimitando e identificando los linajes (Monaghan *et al*. 2005).

Volviendo a la megadiversidad de México, proponemos que los taxa en que se presenta son una consecuencia de las características evolutivas de la ZTM. Así mismo sucedería con los distintos Megaméxicos propuestos por los estudios con plantas de Rzedowski (1991, 1993).

Explicación de algunos términos y conceptos

Una de las razones para la amplia aceptación de las propuestas de Halffter en relación con la ZTM está en la introducción de algunos términos y conceptos claros.

Cenocrón. Conjunto de taxa que comparten historia biogeográfica y requerimientos ecológicos. El término, introducido por Reig (1981), equivale a **horofauna** que se refiere a una fauna compuesta por elementos de origen similar, tanto en relación al tiempo, como al espacio. A su vez el termino **fauna** designa a las especies animales que coexisten en una determinada área. Reig (1981) precisa que una horofauna o cenocrón implica un conjunto de especies o grupos animales que coexisten y se diversifican en un área geográfica determinada, por un tiempo prolongado. Representa la unidad básica para el trabajo en biogeografía histórica.

Patrón de distribución. Es la distribución actual de un cenocrón, concepto introducido por Halffter desde los primeros trabajos sobre la ZTM. Entre 1964 y 1978, Halffter utiliza el término "patrón de dispersión". Para evitar que el concepto fuera considerado como "dispersionista", a partir de 1987 cambia la denominación por "patrón de distribución".

En mis artículos sobre la ZTM dominan los ejemplos con escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeinae y Geotrupinae). Es claro y rotundo que un patrón de distribución es más evidente cuanto más y más variados sean los ejemplos que lo apoyan. El abuso de los escarabajos copronecrófagos no tiene ninguna razón conceptual, aunque sí la tiene práctica: es el grupo que yo conozco. En la creciente literatura (más de 700 trabajos) en que se estudia la fauna de la ZTM, el lector encontrará referencias a otros muy distintos grupos taxonómicos (por ejemplo en Liebherr 1994, Marshall y Liebherr 2000, Morrone y Márquez 2001, Reyes-Castillo 2003, Halffter *et al*. 2008, Morrone 2010, Morrone 2015b, Halffter y Morrone 2017).

Según la procedencia de las especies que los integran, los patrones de distribución de la ZTM son de origen septentrional-holártico, o de origen sudamericano-neotropical. En cada una de estas dos grandes categorías se separan los patrones con líneas de penetración antigua en la ZTM, de aquellos patrones que comprenden únicamente líneas de penetración moderna (en los patrones de origen neotropical esta división es más neta). En conjunto, y en cuanto a su origen y penetración en la ZTM, se distinguen cinco patrones.

Patrón de distribución Paleoamericano. Este patrón corresponde a grupos septentrionales (holárticos) que llegaron a Norteamérica de Eurasia o de Asia en el Cenozoico temprano. En la ZTM los géneros Paleoamericanos tienen especies en el Altiplano Mexicano, en el Sistema Volcánico Transversal y en las Sierras Madres, también en las planicies costeras tropicales. Un ejemplo muy llamativo es el género *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeinae), cuyo origen se sitúa en África tropical, que es prácticamente cosmopolita y se distribuye desde el nivel del mar hasta altas altitudes. En las Américas, *Onthophagus* tiene por lo menos 162 especies autóctonas (de un total mundial de 2200 especies) más siete especies introducidas (Pulido-Herrera and Zunino 2007, Arriaga *et al*. 2016, Moctezuma *et al*. 2016, Roskov *et al*. 2017). Al parecer, los *Onthophagus* de las Américas derivan de un solo linaje que penetra por el conjunto de conexiones terrestres cuyo

remanente actual es Bering, bajo condiciones climáticas muy diferentes a las actuales (Zunino and Halffter 1988, 1997, Breeschoten *et al*. 2016).

En la mayoría de los subpatrones de distribución, en que como veremos se puede dividir el patrón Paleoamericano, hay por lo menos un linaje de *Onthophagus*. Los *Onthophagus* del Nuevo Mundo inician su diversificación durante el Mioceno: 20.24 Ma (15.5-25.7 Ma). A nivel mundial, durante Oligoceno y Mioceno, los Onthophagini radian con los mamíferos y la expansión de los biomas herbáceos (Breeschoten *et al*. 2016).

Dentro de la fauna actual, el patrón Paleoamericano comprende los taxones más antiguos de la ZTM. Son linajes originados en Eurasia o en África (no gondwanianos) que se dispersan a América entre el Cretácico y el Paleoceno, antes de la formación del Altiplano Mexicano, de las Sierras o de la expansión de los desiertos en el oeste de Norteamérica. Su dispersión tiene que haber sido sincrónica con la de los linajes neotropicales más antiguos que siguen el Patrón de distribución en el Altiplano.

Durante el Cretácico, el México emergido era el situado al norte de la posición actual del Istmo de Tehuantepec: una península de Norte América. En este espacio pre-ZTM, la fauna tendría fuertes afinidades con Norte América, pero no sería un equivalente estricto de la que después va a integrar los patrones Paleoamericanos.

Quizá por su antigüedad, los linajes y taxones asignados al patrón Paleoamericano, no muestran un esquema único de afinidades ecológicas. Esto hace que haya elementos Paleoamericanos en todos los grandes tipos de paisaje de la ZTM. Por esta razón, hemos dividido el patrón Paleoamericano en subpatrones como sigue:

Subpatrón Paleoamericano Relicto. Corresponde a géneros que en el Viejo Mundo tienen una amplia distribución geográfica y ecológica. En la ZTM están representados por especies endémicas, con distribución muy restringida.

Subpatrón Paleoamericano de Montaña (Fig. 2). Corresponde a linajes que han conquistado con éxito las montañas de la ZTM. La dispersión en las grandes cordilleras ha seguido un modelo de distribución horizontal (Lobo and Halffter 2000). Muestra una importante especiación por vicarianza.

Subpatrón Mesoamericano de Montaña (componente Paleoamericano). Comprende especies que se encuentran en las vertientes húmedas de las montañas de la ZTM, a altitudes medias. Su distribución ecológica es la misma que la del componente de origen neotropical que se encuentra en las mismas altitudes, en los mismos tipos de bosques (bosque mesófilo de montaña, bosque de niebla y equivalentes) aunque las afinidades filogeográficas son las opuestas.

De todos los patrones de distribución establecidos por Halffter el Patrón Mesoamericano es el único en el que el componente ecológico prima sobre el histórico. En todos los patrones hay una interacción entre los factores históricos y los ecológicos, pero con la excepción del Mesoamericano los factores históricos dominan.

El Patrón Mesoamericano claramente comprende linajes de origen septentrional, junto con linajes de origen neotropical, más un fuerte elemento evolucionado in situ, todos ellos adaptados a las condiciones ambientales restringidas que favorecen el desarrollo del bosque mesófilo de montaña (clima tropical húmedo de la montaña, entre los 1000 y los 2000 m de altitud). Este patrón es el característico dentro de la ZTM del bosque mesófilo de montaña.

La composición mixta del bosque mesófilo de montaña ha sido señalada por Rzedowski (1978), según el cual este bosque contiene un número significativo de especies, principalmente árboles, que se encuentran también en el este de los Estados Unidos y de Canadá, o tienen especies estrechamente relacionadas. Sin embargo, son cualitativamente más importantes los elementos de afinidades meridionales que consisten en géneros y especies comunes con la región Andina.

Subpatrón Paleoamericano del Altiplano. Corresponde a especies de linajes Paleoamericanos establecidos en el Altiplano, donde coexisten con especies de origen neotropical, también características del Altiplano.

Subpatrón Paleoamericano Tropical (Fig. 3). Corresponde a especies o linajes Paleoamericanos que se encuentran en las tierras bajas o a moderada altitud y en climas tropicales. Su distribución es similar a la del patrón Neotropical Típico, pero su origen biogeográfico evolutivo es totalmente distinto: mientras los linajes del patrón Neotropical son clara y exclusivamente neotropicales, en el caso de los linajes que siguen el patrón Paleoamericano Tropical, el origen y las afinidades están en la fauna Euroasiática y Norteamericana. En los tres últimos subpatrones, en el mismo espacio geográfico se presenta una sobre posición y verdadera coexistencia de linajes de las dos grandes corrientes migratorias que integran la ZTM.

Patrón de distribución Neártica (Fig. 4). Comprende los elementos septentrionales de penetración más reciente en la ZTM. Están distribuidos en las partes más altas en las montañas, donde constituyen del 95 al 100% de las especies. Aunque las áreas de distribución pueden ser muy extensas, entre las localidades pueden presentarse grandes distancias, ya que el patrón está muy restringido a la alta montaña.

Patrón de distribución en el Altiplano (Fig. 5). Corresponden a líneas de origen sudamericano y penetración muy antigua en la ZTM. Se diversifican en el Altiplano Mexicano y pueden expandirse al suroeste de los Estados Unidos, o incluso tener una dispersión mayor en Norteamérica. La figura 11 representa una hipótesis de relaciones evolutivas de una de estas líneas, cuya distribución actual está representada en la figura 5.

Patrón de distribución Neotropical Típica. Corresponde a elementos de origen sudamericano que han entrado a la ZTM después de restablecido el puente

panameño, principalmente durante el Plioceno y Pleistoceno, como parte del movimiento migratorio moderno sur a norte de la fauna neotropical. En su desplazamiento hacia el norte, estos elementos encontraron la barrera de un Altiplano y un sistema de cordilleras ya elevados. Así, ocupa las tierras tropicales al sur del Sistema Volcánico Transversal y siguen hacia el norte por las planicies costeras de ambos litorales. Por la antigüedad relativa de su penetración y también por su éxito en la colonización de la parte tropical de la ZTM, estos elementos neotropicales pueden dividirse en de penetración amplia (Fig. 6), media (Fig. 7) o mínima (Fig. 8). Los últimos son de penetración más reciente, restringida en México a los grandes manchones de selva lluviosa del sureste.

Patrón Mesoamericano de Montaña (Fig. 9). Sería el equivalente de origen neotropical del ya mencionado componente Paleoamericano del mismo tipo de montaña. Para ambos orígenes, los macizos montañosos al sur del Istmo de Tehuantepec, en especial el Núcleo Centroamericano, han servido de área de integración y evolución de donde se han expandido siguiendo a altitudes medias las cordilleras, tanto al norte del Istmo como al sur del Núcleo Centroamericano. Este patrón de distribución es muy característico de algunos grupos asociados a los bosques de montaña, como los Passalidae de la tribu Proculini.

¿Cómo someter a prueba la teoría de la ZTM?

Si aceptamos como principal causa de la riqueza biótica de México el doble origen y complejo proceso en el tiempo que caracterizan la formación de la ZTM, poner a prueba el conjunto de la teoría y su aplicación a casos individuales se convierte en una aproximación importante a la explicación de la megadiversidad de México.

Dentro de una biogeografía evolutiva en pleno auge (véase Morrone and Escalante, 2016), este tipo de planteamientos encuentra respuesta usando la biogeografía cladística y la filogenética-filogeografía molecular (véase Lomolino *et al*. 2010, Morrone and Escalante 2016). En este ensayo reflexionamos sobre el qué hacer no como un ejercicio abstracto, sino como algo que se está trabajando. Nuestros planteamientos no son meras especulaciones, tampoco es casual el grupo taxonómico que hemos escogido para ilustrar la refutación o aceptación de las ideas sobre la ZTM. Tanto en las ideas en general, como en el ejemplo, estamos utilizando material con el que venimos trabajando. Para las reconstrucciones cladísticos, así como para los análisis filogenéticos-filogeográficos hay que escoger un grupo de trabajo monofilético, que comprenda un número suficiente de especies y una representación geográfica adecuadamente amplia. Se escogió como grupo de trabajo al género *Canthon*, concretamente a los subgéneros *Canthon* s.str., *Boreocanthon* y *Glaphyrocanthon*, que junto con el género *Melanocanthon* aparentemente constituyen un conjunto monofilético, aunque no se ha demostrado hasta el momento. Del análisis de las filogenias de los Scarabaeinae publicadas a la fecha, Tarasov and Génier (2015) llegan a la misma conclusión: *Deltochilum*, *Canthon* y géneros afines constituyen un grupo monofilético.

En la selección de *Canthon* como ejemplo, un factor a considerar ha sido que en distintos momentos a lo largo del Cenozoico, en los principales movimientos migratorios de Sur a Norteamérica, han participado linajes o especies de este género. Los distintos linajes tienen por lo tanto, antigüedades diferentes en la ZTM. Es indudable que a medida que enfrentemos los postulados de la Teoría de la ZTM con la información de más y diferentes grupos, la Teoría se verá fortalecida.

Como un ejemplo especial de la relación entre cladogramas basados en datos taxonómicos y geográficos y las hipótesis que constituyen la teoría de la ZTM, usaremos al grupo *humectus* del género *Canthon*. En la figura 11, el número 1 indica el origen del género *Canthon* en Sudamérica, entre fines del Cretácico y principios del Cenozoico. Los ancestros de varias líneas de *Canthon* participan en la primera oleada migratoria de Sudamérica a Norteamérica, oleada que tiene su límite temporal superior en la interrupción del Puente Centroamericano. Estas formas ancestrales no encuentran barreras en su penetración en lo que es hoy el Altiplano Mexicano y en muchos casos se expanden hasta los Estado Unidos. La expansión de toda está horofauna neotropical primigenia debió llegar a su límite septentrional en el Eoceno, periodo en el cual formas neotropicales alcanzan lo que es hoy Canadá. Como se ha indicado, en su expansión hacia el norte estos elementos no encuentran ni la barrera del Altiplano ni la de la del Sistema Volcánico Transversal. La mejor representación de estás formas primitivas es justamente el grupo humectus que se representa. Tan antiguo como la línea que representa al grupo *humectus* y su expansión en el Altiplano Mexicano, está *Canthon obliquus* Horn, actualmente una especie endémica, aislada en la Sierra de la Laguna en el extremo sur de Baja California. *C. obliquus* acumula tantos caracteres distintos a los otros *Canthon* que seguramente hay que establecer con él una entidad genérica distinta. También en esta oleada antigua entra a la ZTM la línea ancestral del subgénero *Boreocanthon* del género *Canthon*. De esta línea va a derivar más tarde el género *Melanocanthon*. Ambos se dispersan y especian en los Estados Unidos, con un cierto regreso a México de algunas especies de *Boreocanthon*.

El intercambio faunístico entre Sudamérica y Norteamérica ha ocurrido principalmente en dos largos lapsos geológicos separados por un interludio de relativo aislamiento, durante el cual solamente se presentó la migración ocasional de algunos grupos “saltadores de islas”. El intercambio masivo requiere la existencia del Puente Centroamericano. El establecimiento o la desaparición de este puente, es uno de los eventos más importantes en la historia biogeográfica del Cenozoico de las Américas.

Hasta hace poco tiempo se consideraba que el periodo antiguo de comunicación comprendía desde el Cretácico hasta principios del Cenozoico, quedando interrumpido

por la desaparición del Puente Centroamericano, restableciéndose la comunicación hace poco más de tres millones de años. Varios trabajos paleogeológicos recientes (Montes *et al*. 2012, 2015, Barat *et al*. 2014, Hoorn and Flantua 2015) han cambiado los tiempos en que se supone que las conexiones hayan ocurrido. Según estos autores la reanudación de la comunicación ocurre mucho antes de lo que se pensaba, en un lapso que se adelanta hasta 13-15 millones de años.

La nueva ola migratoria que llegaría a la ZTM al restablecerse el puente de Panamá encontraría la barrera del Sistema Volcánico Transversal, así como el Altiplano elevado, por lo que no pudiendo colonizarlos se extiende por las tierras bajas tropicales de las costas (patrón de distribución Neotropical Típico). Entre estas nuevas formas están el grupo *viridis* del subgénero *Glaphyrocanthon* (género *Canthon*), grupo que tiene una explosión de especies en México tropical. Otros dos linajes de *Canthon*, con una diversificación también similar, son el que corresponde a *Canthon indigaceus* LeConte y el que corresponde a *Canthon cyanellus* Harold. Estos dos linajes se originan en el norte de Sudamérica y se dispersan a la ZTM durante el Plioceno o principio del Pleistoceno, colonizando México de acuerdo al Patrón Neotropical Típico.

Las últimas especies de *Canthon* en entrar a la ZTM están ligadas con la expansión de la selva tropical durante los últimos diez mil años. Son especies muchas veces asociadas con los monos y cuya distribución en México es sumamente puntual y restringida a las selvas del sureste del país. Como señalé, los estudios filogenéticos y filogeográficos permitirán ratificar o no las presunciones establecidas en los párrafos anteriores. En el primero de estos trabajos, Nolasco-Soto *et al*. (2017) analizan a *C. cyanellus*, cuya expansión hacia el norte sigue las planicies costeras de ambos litorales (Fig. 10). La vicarianza más antigua se localiza en la parte norte de la planicie del Golfo, con una antigüedad de 1.63 millones de años. El siguiente evento cladogenético ocurriría también en la porción norte del Golfo de México e implicaría la separación de las poblaciones de esta área de las del resto de la especie hace 1.43 millones de años. El tercer evento ocurriría hace 1.26 millones de años y aislaría las poblaciones de las costas del Pacifico; el siguiente separaría las poblaciones más basales sobre los litorales del Golfo y del Pacifico hace 0.97 millones de años. El último evento ocasionaría la separación de las poblaciones del sureste de México hace 0.91 millones de años. Las cifras anteriores son resultados de los análisis moleculares y ratifican totalmente las edades y sucesión de acontecimientos que hemos planteado como parte de la teoría general de la ZTM.

Examinemos con más detalle el cladograma de la figura 11, que representa la evolución del grupo *humectus* del género *Canthon*, grupo de penetración antigua en la ZTM. La hipótesis evolutiva que este cladograma sintetiza está siendo estudiada bajo un enfoque de filogeografía molecular gracias a un proyecto específico del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología - México, por un grupo que encabeza Gonzalo Halffter y del cual forman parte los Dres. Alejandro Espinosa de los Monteros y Mario Enrique Favila, y la M. en C. Janet Nolasco-Soto en lo que respecta a los aspectos moleculares, así como los Dres. José Ramón Verdú y Vieyle Cortez en lo que respecta en los aspectos de resistencia a la temperatura y composición química. Es decir, se está tratando de ver como un esquema evolutivo planteado en base a la morfología y la distribución, pero analizado bajo cualquier otra posible perspectiva, nos pueda ayudar a reconstruir el proceso de especiación.

El cladograma de la figura 11 sintetiza mi propuesta evolutiva sobre la dispersión y vicarianza de los grupos *humectus* y *pilularius* en el Altiplano Mexicano. El número 1 llama la atención sobre el origen sudamericano de un ancestro común y su temprana entrada en lo que va a ser la ZTM. Por las razones antes señaladas los grupos remontan sin obstáculos el Altiplano. El primer evento vicariante va ser la división de este tronco en dos líneas ancestrales que corresponden al grupo *humectus* y al grupo *pilularius*. El primero va a seguir su diversificación en el Altiplano con dos dicotomías antiguas y un amplio proceso de diversificación reciente (las subespecies de *C. humectus*). La segunda línea: el grupo *pilularius*, seguirá hacia el norte y se diferenciará en los Estados Unidos. La separación entre las dos líneas se señala con el número 2 dentro de la figura 11. La última diversificación de *C. humectus* se señala con el número 3. En este momento en que los estudios moleculares apenas se inician, no es claro si C. *blumei* Halffter, Rivera y Halffter de Texas es una derivación muy temprana del grupo *humectus* (como se indica en el cladograma), o lo es por el contrario del grupo *pilularius*. Su posición actual, antes de los estudios filogeográficos, puede corresponder a una u otra alternativa.

Las primeras especiaciones en el grupo *humectus* propiamente dicho ocurren entre Plioceno y principio de Pleistoceno en el occidente del Altiplano. Estos procesos dan como resultado la separación de *C. occidentalis* Halffter, Rivera and Halffter por un lado y por otro, independientemente, la de *C. riverai* Halffter and Halffter. Ambas especies se separan del núcleo central del grupo representado por *C. humectus*. Estas dos especies se distribuyen actualmente en sierras del occidente de Jalisco. Cuando sus poblaciones entran en contacto con las de alguna subespecie de *humectus* no se presenta ninguna hibridación, a diferencia de cuando el contacto es entre dos subespecies del mismo *humectus*. Esto quiere decir que la separación genética es mayor entre las dos especies que se separaron primero del núcleo central de *humectus*.

Ya bien avanzado el Pleistoceno, hace unos pocos miles de años, ocurre la pulverización en subespecies del núcleo central de *Canthon humectus*, proceso representado en la parte superior de la figura 11. Como se pone de manifiesto en la hibridación cuando dos de estas subespecies entran en contacto, el fenómeno es incipiente y no está terminado.

El cladograma de la figura 11 es en sí una hipótesis evolutivo-biogeográfica, un ejemplo del tipo de análisis que reunidos y confrontados han llevado a una teoría que explica la formación de la ZTM. ¿Cómo poner a prueba estos planteamientos? Una propuesta es analizar las relaciones entre las distintas líneas y así mismo los eventos de dicotomía que plantea el cladograma usando el ADN nuclear y mitocondrial. En el caso de la figura 11 este método permitiría contestar preguntas tales como si los grupos *humectus* y *pilularius* tienen un origen común; si son líneas monofiléticas; cual es la relación entre *C. occidentalis* y *C. riverai* con el núcleo de *C. humectus*; cual es la relación de *C. blumei* con el mismo núcleo de *humectus*; en que época han ocurrido los fenómenos de especiación a los que hacemos referencia, etc. Contestar a este tipo de preguntas, más la posibilidad de datar los eventos evolutivos, da una nueva perspectiva a las reconstrucciones de la biogeografía histórica.

Morrone y Escalante (2012) definen teoría como un sistema organizado de hipótesis y conjeturas que dan cuenta de un problema o conjunto de problemas. Las hipótesis se hayan relacionadas lógicamente, por lo que una teoría es un sistema hipotético-deductivo. Nosotros consideramos que existe una teoría de la ZTM, resumida muy recientemente por Halffter y Morrone (2017). En este artículo nos hemos propuesto presentar algunos mecanismos para confirmar o rebatir algunos de sus postulados, quedan otros varios pendientes, referentes tanto a problemas de forma como de contenido. Entre estos pendientes señalaremos tres. El primero de ellos es la falta de una síntesis entre los enunciados de Halffter y seguidores (ZTM) y los escritos de Rzedowski (1991,1993): los Megaméxicos. Hay marcadas coincidencias entre ambas propuestas biogeográficas; sin embargo, hasta la fecha no se ha presentado una síntesis.
El segundo tema pendiente se refiere a las diferencias en la distribución de grupos modernos y la de grupos antiguos. Entendemos por modernos aquellos que se han originado de fines del Plioceno a nuestros días, y antiguos los que lo han hecho antes. En el caso de los grupos modernos el escenario geográfico es muy semejante al actual, por lo que el análisis biogeográfico tiene un fuerte elemento de regionalización geográfica (Morrone y Escalante, 2016). En el caso de las distribuciones antiguas, los escenarios geográficos son muy distintos al actual, por lo que las regionalizaciones hechas en base a la fauna actual tienen poco que decir en relación a estos modelos de distribución.

El tercer problema se refiere al papel que dentro de la ZTM juegan los elementos endémicos de la misma. Tratándose de una ZTM, las referencias a afinidades septentrionales o afinidades australes son repetidas y continúas. ¿Pero no existen elementos endémicos? Esta pregunta no está suficientemente bien contestada, tampoco existe una metodología bien definida para detectar la endemicidad a distintos niveles que pueda presentarse dentro de la ZTM.

Se ha comentado que la biogeografía carece de "la unidad conceptual de otras ciencias". No estoy de acuerdo. La biogeografía histórica como todas las ramas de la Biología Comparada tiene un elemento de unidad conceptual: la evolución. En el caso de la biogeografía, la evolución de la biota y de la tierra que la cobija. La biogeografía no es compatible con el Creacionismo, así sea en su forma menos explícita. Si hay creación (o cualquier fenómeno equivalente) el análisis de la historia de la distribución de los seres vivos y de los elementos que la determinan, deja de tener sentido y pasa a la anécdota. Algo de esto ocurrió a mediados del siglo XX con los extremos del holarticismo y la llamada escuela zoogeográfica de Nueva York.

AGRADECIMIENTOS

La biogeografía histórica, especialmente aquella que sigue los lineamientos que Morrone y Escalante consideran como biogeografía evolutiva, como ocurre con cualquier manifestación actual de la biogeografía cladística, la filogenética molecular y la filogeografía, está en efervescente proceso de generación de nuevas ideas. En este escenario, el conocimiento pero más aún la comprensión de lo que está apareciendo, es esencial. Me ha sido de gran utilidad la continua comunicación de bibliografía y comentarios de ideas por parte de mi alumno de doctorado, el M. en C. Víctor Moctezuma, y de mi ex alumno de hace muchos años, ahora muy distinguido colega, el Dr. Mario Enrique Favila. Quiero manifestarles mi agradecimiento por esta colaboración tan espontánea y tan académica en el sentido más básico de la palabra.

En la preparación de las figuras 2-9 he tenido la ayuda de Víctor Moctezuma y de José Luis Sánchez-Huerta. En la preparación de la figura 11 he tenido la colaboración de Sara Lariza Gasperín. No menos valioso ha sido el descifrado y pasado en limpio de mis varios manuscritos por Karina Casas Rodríguez. A todos ellos mi agradecimiento. Los Dres. Juan José Morrone, Mario Zunino y Juan Márquez Luna, revisores del artículo para la revista *Dugesiana*, hicieron interesantes comentarios que he incorporado al texto. Este proyecto ha sido apoyado por el Fondo Sectorial de Investigación para la Educación Secretaria de Educación Pública-CONACYT, número de proyecto 257039.

LITERATURA CITADA

Arriaga-Jiménez, A., V. Moctezuma, M. Rossini, M. Zunino, and G. Halffter. 2016. A new species of *Onthophagus* (Scarabaeoidea: Scarabaeinae) from the Mexican Transition Zone, with remarks on its relationships and distribution. *Zootaxa*, 4072(1): 135-143.

Barat, F., B.M. de Léinay, M. Sosson, C. Miiller, P.P. Baumgartner and C. Baumgartner-Mora 2014. Transition from the Farallon Plate subduction to the collision between South and Central America: geological evolution of the Panama Isthmus. *Tectonophysics*, 622: 145-167.

Breeschoten, T., C. Doorenweerd, S. Tarasov and A.P. Vogler, 2016. Phylogenetics and biogeography of

the dung beetle genus *Onthophagus* inferred from mitochondrial genomes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 105: 86-95.

Brooks, D.R., A.P.G. Dowling, M.G.P. Van Veller and E.P. Hoberg, 2004. Ending a decade of deception: a valiant failure, a not-so-valiant failure and a success story. *Cladistics*, 20: 32-46.

Espinosa, D., S. Ocegueda., C. Aguilar, O. Flores y J. Llorente-Bousquets, 2008. El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural. (pp. 33-65). En: Sarukhán, J., J. Soberón, G. Halffter and J. Llorente-Bousquets (Eds.). *Capital Natural de México*, *Vol. I: Conocimiento Actual de la Biodiversidad*. CONABIO, México.

Ferro, I. and J.J. Morrone, 2014. Biogeographical transition zones: a search for conceptual synthesis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 113: 1-12.

Halffter, G. 1962. Explicación preliminar de la distribución geográfica de los Scarabaeinae mexicanos. *Acta Zoológica Mexicana* (*n.s.*), (5): 1-17.

Halffter, G. 1964. La entomofauna americana, ideas acerca de su origen y distribución. *Folia Entomológica Mexicana*, (6): 1-108.

Halffter, G. 1978. Un nuevo patrón de dispersión en la Zona de Transmisión Mexicana: el mesoamericano de montaña. *Folia Entomológica Mexicana*, (39-40): 219-222.

Halffter, G. 1987 Biogeography of the montane entomofauna of México and Central America. *Annual Review of Entomology*, 32: 95-114.

Halffter, G., J. Llorente-Bousquets y J.J Morrone, 2008. La perspectiva biogeográfica histórica. (pp. 67-86). En: Sarukhán, J., J. Soberón, G. Halffter and J. Llorente-Bousquets (Eds.). *Capital Natural de México*, *Vol. I: Conocimiento Actual de la Biodiversidad*. CONABIO, México.

Halffter, G. and J.J. Morrone, 2017. An analytical review of Halffter´s Mexican transition zone, and its relevance for evolutionary biogeography, ecology and biogeographical regionalization *Zootaxa*, https:doi.org/10.116461/Zootaxa.4226.1.1.

Hoorn, C. and S. Flantual, 2015. An early start for the Panama land bridge. Science, (348): 186-187.

Liebherr, J.K. 1994. Biogeographic patterns of montane Mexican and Central American Carabidae (Coleoptera). *The Canadian Entomologist*, 126: 841-860.

Lomolino, M.V., B.R. Riddle, R.J. Whittaker and J.H. Brown, 2010. *Biogeography*. Sinauer Associates, Inc. Estados Unidos.

Lobo, J.M. and G. Halffter, 2000. Biogeographical and ecological factors affecting the altitudinal variation of mountainous communities of coprophagous beetles (Coleoptera:Scarabaeoidea): a comparative study. *Annals of the Entomological Society of America*, 93(1): 115-126.

Llorente-Bousquets, J. y S. Ocegueda, 2008. Estado del conocimiento de la biota. (pp. 283-322). En: Sarukhán, J., J. Soberón, G. Halffter and J. Llorente-Bousquets (Eds.). *Capital Natural de México*, *Vol. I: Conocimiento Actual de la Biodiversidad*. CONABIO, México.

Marshall, C.J. and J.K. Liebherr, 2000. Cladistic biogeography of The Mexican Transition Zone. *Journal of Biogeography*, 27: 203-216.

Mittermeier, R.A, C.G. Mittermeier y P. Robles-Gil, 1997. *Megadiversidad, Los países biológicamente más ricos del mundo*. Cemex-Agrupación Sierra Madre. México.

Moctezuma, V. and G. Halffter, 2017. A new species of *Phanaeus* MacLeay (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) from Los Chimalapas, Oaxaca, Mexico. *The Coleopterists Bulletin*, 71(1): 47-56.

Moctezuma, V., M. Rossini, M. Zunino and G. Halffter, 2016. A contribution to the knowledge of the mountain entomofauna of Mexico with a description of two new species of *Onthophagus* Latreille, 1802 (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Zookeys*, (572): 23-50.

Monaghan, M.T., M. Balke, T. Ryan Gregory and A.P. Vogler, 2005. DNA-based species delineation in tropical beetles using mitochondrial and nuclear markers. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, (360): 1925-1933.

Montes, C., A. Cardona, C. Jaramillo, A. Pardo, J.C. Silva, V. Valencia, C. Ayala, L.C. Perez- Ángel, L.A. Rodríguez-Parra, V. Ramírez and H. Niño, 2015. Middle Miocene closure of the Central American seaway. *Science*, (348): 226-228.

Montes, C., A. Cardona, R. McFadden, S.E. Morón, C.A. Silva, S. Restrepo-Moreno, D.A. Ramirez, N. Hoyos, J. Wilson, D. Farris, G.A. Bayona, C.A. Jaramillo, V. Valencia, J. Bryah and J.A. Flores, 2012. Evidence for middle Eocene and younger land energemce in central Panama: implications for Isthmus closure. *Geological Society of America Bulletin*, (128): 780-799.

Morrone, J.J. 2010. Fundamental biogeographic patterns across the Mexican Transition Zone: an evolutionary approach. *Ecography*, 33:355-361.

Morrone, J.J. 2015a. Biogeographical regionalisation of the world: a reappraisal. *Australian Systematic Botany*, (28): 81-90.

Morrone, J.J. 2015b. Halffter´s Mexican Transition Zone (1962-2014), cenocrons and evolutionary biogeography. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, (53): 249-257.

Morrone, J.J. y T. Escalante, 2016. *Introducción a la Biogeografía*. Universidad Nacional Autónoma de México, México.

Morrone, J.J. and J. Márquez, 2001. Halffter´s Mexican Transition Zone, beetle generalised tracks, and geographical homology. *Journal of Biogeography*, 28(5): 635-650.

Nolasco-Soto J., J. González-Astorga, A. Espinosa de los Monteros, E. Galante-Patiño and M.E. Favila, 2017. Phylogeographic structure of *Canthon cyanellus* (Coleoptera: Scarabaeidae), a Neotropical dung beetle in the Mexican Transition Zone: insights on its origin and the impacts of Pleistocene climatic fluctuations on population dynamics. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, (109): 180-190.

Palestrini C. e M. Zunino, 1986. L'analisi dell' emtomofauna nelle Zone di Transizione: prospettive e problema. *Biogeographia*, (12): 11-24.

Pulido-Herrera, L. A. y M. Zunino, 2007. Catálogo preliminar de los Onthophagini de América (Coleoptera: Scarabaeinae). (pp. 93-129). En Zunino, M. y Melic, A. (Eds.). *Escarabajos, diversidad y conservación biológica. Ensayos en homenaje a Gonzalo Halffter*. Sociedad Entomológica Aragonesa. Monografías 3er. Milenio Vol. 7, M3M. España.

Reig, O. A. 1981. *Teoría del origen y desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur*. Museo Municipal de Ciencias Naturales Lorenzo Scaglie, Mar de Plata. Argentina.

Reyes-Castillo, P. 2003. Las ideas biogeográficas de Gonzalo Halffter: importancia e impacto. (pp. 98-108) En: Morrone, J.J. and J. Llorente-Bousquets, (Eds.). *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. Las Prensas de Ciencias, UNAM. México.

Riddle, B. R. and D. J. Hafner. 2004. The past and future roles of phylogeography in historical biogeography. (pp: 93-110). En: Lomolino, M.V. and L.R.Heaney, (Eds.). *Frontiers of Biogeography*. Sinauer Associates. Estados Unidos.

Roskov, Y., L. Abucay, T. Orrell, D. Nicolson, N. Bailly, P. Kirk, T. Bourgoin, R.E. DeWalt, W. Decock, A. De Wever, E. Nieukerken, J. van Zarucchi and L. Penev, 2017. *Species 2000 and ITIS Catalogue of Life*. Disponible en: http://www.catalogueoflife.org/col/browse/classification/genus/Onthophagus/fossil/0/match/1 (accesado en 11/marzo/2017).

Recibido: 24 de febrero 2017
Aceptado: 15 de marzo 2017

Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Editorial Limusa. México.

Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana*, (14): 3-21.

Rzedowski, J. 1993. Diversity and origins of the Phanerogamic Flora of Mexico. (pp. 129-144) En: Ramamoorthy, T.P., R. Bye, A. Lot, J. Fa, 1993. *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*. Oxford University Press. Estados Unidos.

Sarukhán, J., J. Soberón, G. Halffter y J. Llorente-Bousquets, (Eds.). 2008. *Capital Natural de México*, *Vol. I: Conocimiento Actual de la Biodiversidad*. CONABIO, México.

Scotese, C.R. 2004. Cenozoic and Mesozoic Paleogeography: Changing terrestrial biogeographic pathways. (pp. 9-26). En: Lomolino, M.V. and L.R. Heaney, (Eds.). *Frontiers of Biogeography*. Sinauer Associates. Estados Unidos.

Tarasov, S. and F. Génier, 2015. Innovative Bayesian and parsimony phylogeny of dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae) enhanced by ontology-based partitioning of morphological characters. *PLoS ONE,* 10(3): eo116671.

Zunino, M. 2003. Nuevos conceptos en la Biogeografía histórica: implicaciones teóricas y metodológicas. (pp. 159-162). En. Morrone, J.J. and J. Llorente-Bousquets, (Eds.). Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía, Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM. México.

Zunino, M. y G. Halffter, 1988. Análisis taxonómico, ecológico y biogeográfico de un grupo americano de *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Monografie del Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino*, (X): 1-220.

Zunino, M. y G. Halffter, 1997. Sobre *Onthophagus* Latreille, 1802 americanos. *Elytron*, (11): 157-178.

Zunino, M. y A. Zullini, 2003. *Biogeografía. La dimensión espacial de la evolución.* Fondo de Cultura Económica, México.

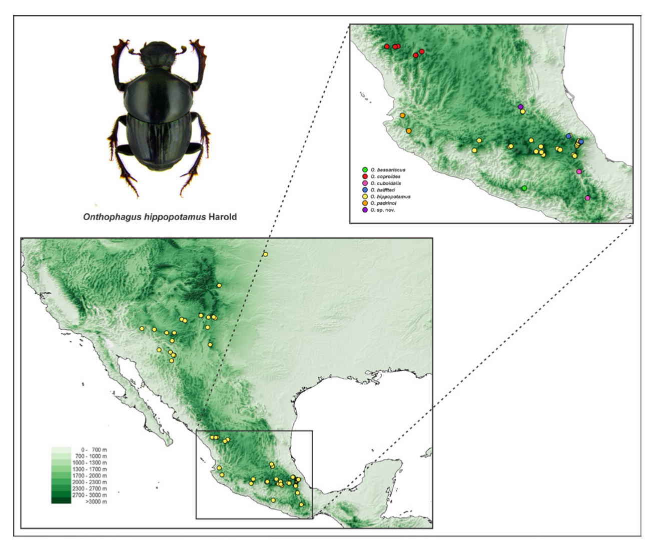


Figura 2. Patrón Paleoamericano de Montaña. Distribución del grupo *hippopotamus*, género *Onthophagus*. Los límites norte y sur están señalados por una línea (tomado de Halffter and Morrone 2017).

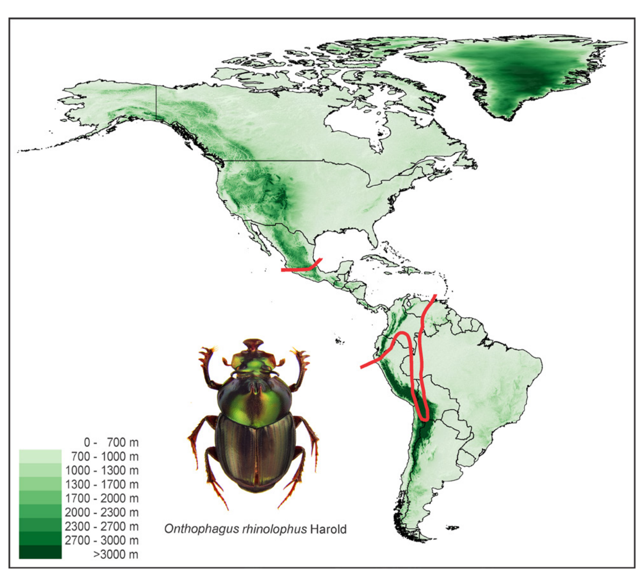


Figura 3. Patrón Paleoamericano Tropical. Distribución del grupo *clypeatus* del género *Onthophagus* (tomado de Halffter and Morrone 2017).

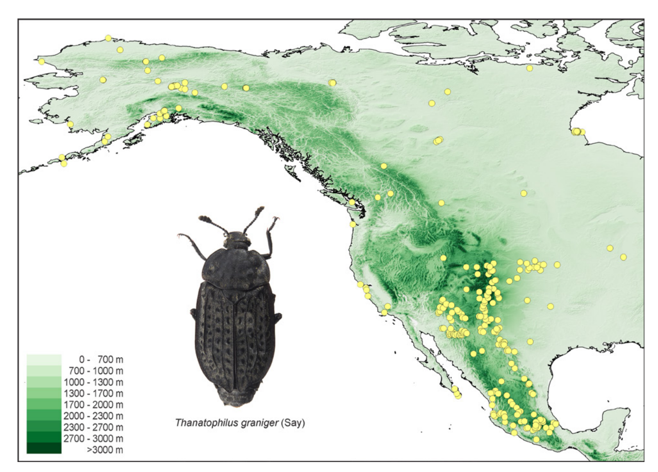


Figura 4. Patrón de distribución Neártico. Distribución del género *Thanatophilus* (Silphidae) (tomado de Halffter and Morrone 2017).

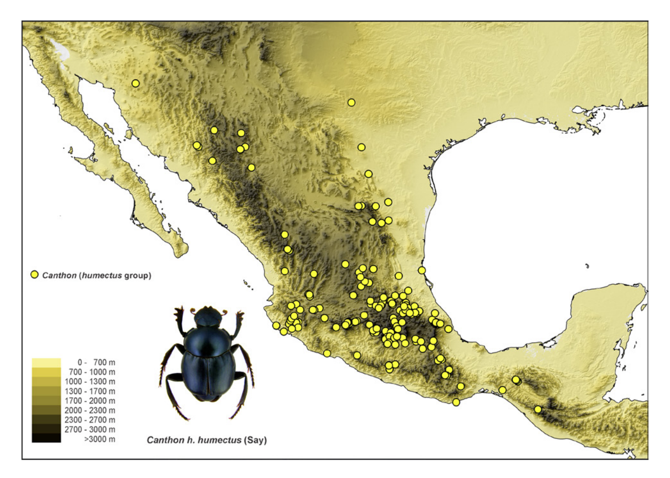


Figura 5. Patrón de distribución en el Altiplano. Distribución de los *Canthon* del grupo *humectus* (tomado de Halffter and Morrone 2017).

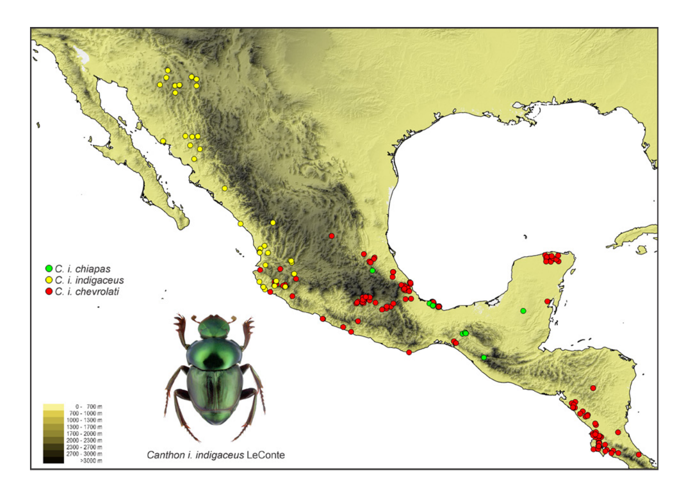


Figura 6. Distribución Neotropical Típica - penetración amplia. Distribución de *Canthon indigaceus* con tres subespecies. El mapa original publicado por Halffter and Morrone (2017) muestra una distribución errónea de las especies, que aquí ha sido corregida.

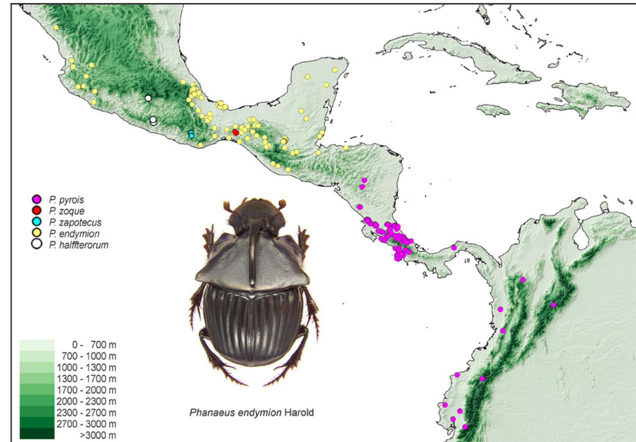
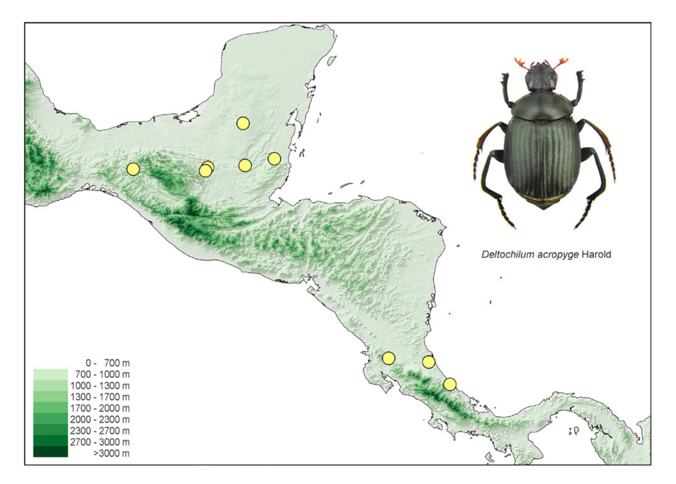
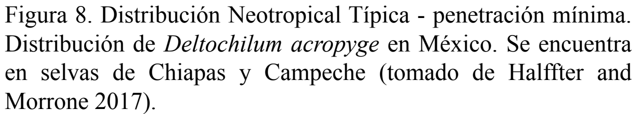


Figura 7. Distribución Neotropical Típica - penetración media. Distribución del grupo de especies *endymion* del género *Phanaeus*. Se observa una especie en Centro y Sudamérica, y cuatro más en la ZTM (modificado de Moctezuma and Halffter 2017)




Figura 8. Distribución Neotropical Típica - penetración mínima. Distribución de *Deltochilum acropyge* en México. Se encuentra en selvas de Chiapas y Campeche (tomado de Halffter and Morrone 2017).

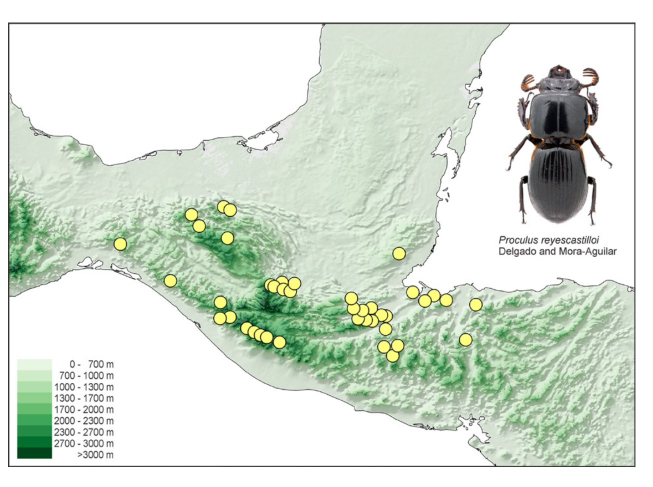


Figura 9. Patrón de distribución Mesoamericano de Montaña. Distribución del género *Proculus*, tribu Proculini.

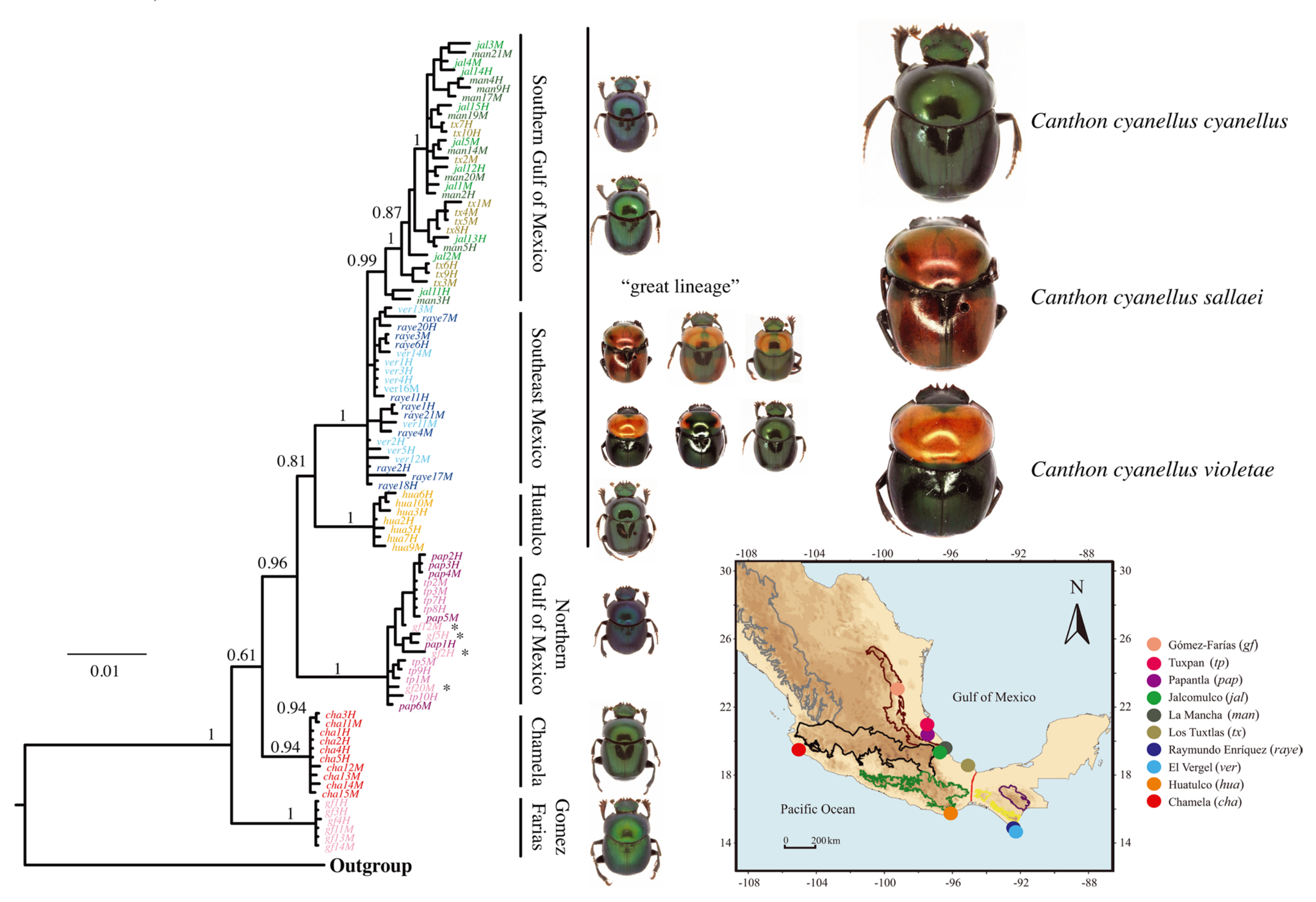


Figura 10. De izquierda a derecha: árbol de consenso obtenido por medio de un análisis de inferencia Bayesiana (ITS2, 16s, COI), morfotipos, mapa de distribución y localidades muestreadas (tomado de Nolasco-Soto *et al*. 2017).

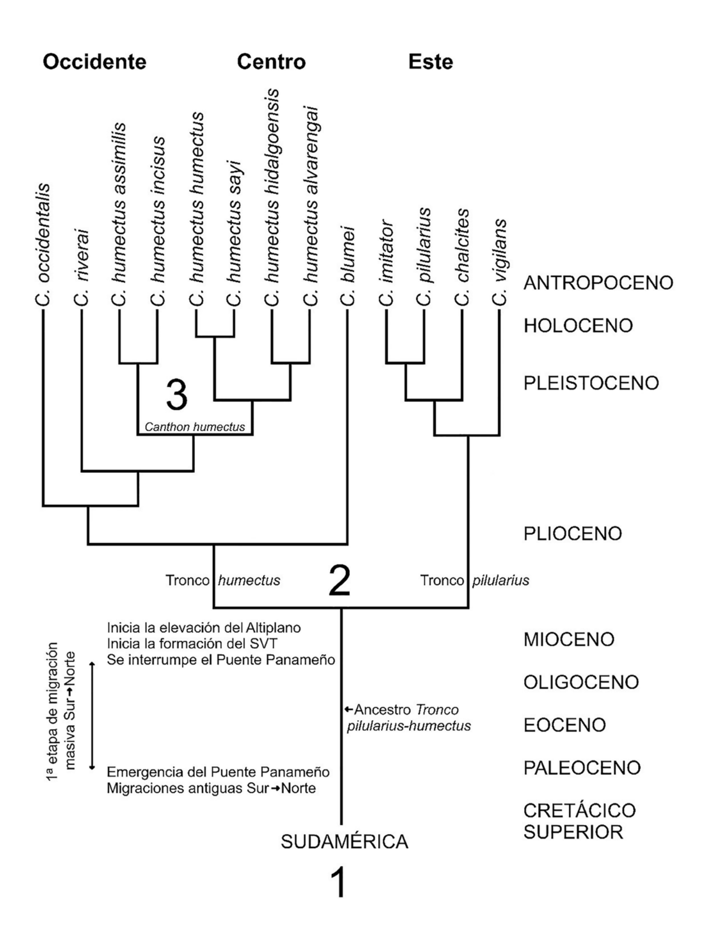


Figura 11. Hipótesis de relaciones evolutivas, mostrando la penetración, dispersión y especiación del tronco *Canthon humectus* - *Canthon pilularius* en la ZTM y en los Estados Unidos. La distribución de las especies y subespecies del grupo *C. humectus* está representada en la figura 5. El número y disposición de ramas y nodos deriva de la información sistemática y de distribución disponibles: Halffter (1961) para el grupo *pilularius*; Halffter and Halffter (2003) y Halffter *et al*. (2015) para el grupo *humectus*. La longitud de las ramas y de los periodos geológicos es arbitraria en el cladograma.



Inhabiting small shaded streams in the pine/oak woodland of the Sierra Madre Mountains, the Black-tailed Ringtail (*Erpetogomphus molossus*) has only been known to science since 2005. The south/central corner of Sonora tucked into the state of Chihuahua and in the Municipio de Yecora is the only locality for this brightly colored clubtail (Gomphidae). Photograph: Doug Danforth.